REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 77, fasc. 1, nº 14: 209-235. — Mars 1970

L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central

par

François VUILLEUMIER [1]

Avec 3 figures dans le texte et 7 tableaux.

INTRODUCTION

Les forêts tropicales sont souvent le théâtre du passage rapide et bruyant d'une troupe d'oiseaux de plusieurs espèces, étroitement associées dans la recherche des insectes constituant leur nourriture principale. Le lecteur est renvoyé aux travaux de Stresemann (1917) et de Rand (1954) pour de plus amples informations sur la répartition géographique de ces bandes vagabondes mixtes. Le problème qui nous intéresse ici est celui de l'organisation sociale de ces groupes. Ce comportement a été étudié par plusieurs auteurs, en particulier par Moynihan, qui a publié une série d'articles sur le sujet (1960, 1962, 1968; voir aussi Short, 1961, et Vuilleumier, 1967). En dépit de ces travaux la compréhension de nombreux détails de l'intégration sociale et écologique des bandes vagabondes est encore incomplète à cause du manque de données sur la composition de nombreux types de bandes mixtes.

Je me propose de contribuer à combler cette lacune en décrivant dans cet article les troupes observées lors d'un séjour dans les forêts andines du Pérou central. L'avifaune de cette région, comme d'ailleurs son homologue dans d'autres zones des cordillères, est remarquable par la prépondérance d'espèces se joignant à des bandes vagabondes. La moitié environ des espéces de l'ordre des Passereaux participent à de telles associations. Ce comportement social n'a pu manquer

[1] Biology Department, University of Massachusetts, 100 Arlington Street, Boston, Massachusetts 02116, U.S.A.

d'attirer l'attention des ornithologistes visitant les forêts de montagne le long des Andes, et pourtant la composition spécifique et la structure sociale de ces troupes ne semblent pas avoir été analysées auparavant.

Remerciements

Je tiens à remercier vivement Mme María Koepcke, qui m'a suggéré la région de Huánuco pour l'étude de certains oiseaux andins et m'a aidé dans la détermination de plusieurs espèces, et M. Lester L. Short, qui m'a autorisé à citer certaines observations qu'il fit au Pérou. Mes recherches sur l'écologie et l'évolution des oiseaux andins ont été rendues possible par l'aide financière de la Bourse fédérale de voyages de la Société helvétique des sciences naturelles, de la National Science Foundation des Etats-Unis (subventions G-19729 et GB-3167 administrées par le comité de biologie évolutive de l'université Harvard), et du Frank M. Chapman Memorial Fund (American Museum of Natural History, New York).

Région étudiée

Les observations décrites plus bas furent effectuées dans un secteur forestier situé entre 2300 et 2400 mètres d'altitude en dessous du col de Carpish, le long de la route menant de la ville de Huánuco à celle de Tingo María (département de Huánuco, Pérou central). La région de Carpish appartient à la zone orientale des cordillères andines. Elle est soumise à l'influence du régime des vents atlantiques et reçoit par conséquent des précipitations abondantes. La condensation de l'humidité atmosphérique élevée, due à l'effet des basses températures régnant à cette altitude, entraîne la formation quotidienne de bancs de brouillard. Ces conditions climatiques super-humides et fraîches sont propices au développement d'une couverture forestière particulière, appelée cloud forest par les auteurs anglo-saxons.

A Carpish cette forêt est composée d'arbres d'une hauteur moyenne de 7 à 9 mètres, et maximum d'une quinzaine de mètres (fig. 1 et fig. 2). L'humidité constante permet la croissance exubérante de plantes épiphytes, en particulier lichens, mousses, fougères, broméliacées et orchidées, qui couvrent tronc et branches de chaque arbre d'un véritable manteau vert et spongieux, au travers duquel l'eau suinte goutte à goutte. L'intérieur de la forêt est très sombre, car la couronne des arbres (feuillage et épiphytes combinés) forme une sorte de toit filtrant le peu de lumière solaire perçant un ciel nuageux. C'est pour cette raison, sans doute, que la strate basse buissonneuse ou herbacée est en général peu développée. La marche en forêt n'en est pas moins lente et pénible, car les pentes sont fortement inclinées et l'on risque à tout instant de glisser sur un tronc pourri ou sur l'humus visqueux qui cachent les anfractuosités du terrain rocailleux.

GOODSPEED et STORK (1955) ont donné quelques détails sur la composition floristique des forêts de Carpish. Il suffit de mentionner ici trois plantes dont l'abondance et la présence contribuent de manière appréciable à la physionomie de la forêt. Ce sont les fougères arborescentes, les bambous (*Chusquea*) et les *Cecropia* (fig. 1 et fig. 2). Fougères arborescentes et *Cecropia* sont distribués



FIG. 1.

Forêts de montagne à Carpish, Huánuco, Pérou, alt. 2400 mètres. Vue vers l'amont. Les brouillards cachent les sommets de l'arrière plan. L'arbre élevé au premier plan est un *Cecropia* sp.

isolément, les premiers dans le sous-bois, les seconds s'élevant fréquemment au-dessus du niveau moyen de la couronne des arbres. Les bambous, par contre, forment de petits bosquets, surtout le long des clairières naturelles ouvertes par les glissements de terrain, nombreux dans la région.

MÉTHODES D'OBSERVATION

Du 28 au 30 mai 1965 j'ai consacré 20 heures à l'observation des oiseaux à Carpish. Chacun des trois jours a été passé à parcourir un secteur de route d'environ 3 kilomètres de long et d'une profondeur variant entre 50 et 100 mètres de part et d'autre de la route. J'estime la surface totale explorée de cette façon à 20 hectares environ.

Chaque fois que j'ai repéré une bande vagabonde mixte j'ai déterminé les espèces participantes, compté le nombre d'individus et pris des notes sur le comportement et l'écologie des oiseaux. Chaque troupe fut observée pendant un minimum de quatre ou cinq minutes et un maximum de dix à quinze minutes. Mes efforts pour suivre une bande mixte pendant plus de quinze minutes consé-



Fig. 2.

Forêts de montagne à Carpish, Huánuco, Pérou, alt. 2400 mètres. Vue vers l'aval. Les plantes les plus sombres du premier plan sont des bambous (*Chusquea* sp.)

cutives ont échoué car les difficultés du terrain mentionnées plus haut rendaient impossible la marche rapide en forêt.

Comme je n'ai collecté aucun oiseau toutes les déterminations ont été faites par observation directe avec des jumelles 7 × 35. Pour chaque espèce qui ne m'était pas déjà familière sur le terrain j'ai fait un ou plusieurs dessins et pris des notes détaillées au moment même de l'observation. J'ai pu déterminer la plupart des espèces en comparant mes notes et dessins avec les spécimens du Museo de Historia Natural « Javier Prado » à Lima quelques jours après mon séjour à Carpish, alors que les observations étaient encore fraîches dans ma mémoire. Les autres espèces furent identifiées immédiatment après mon retour aux Etats-Unis, environ deux semaines plus tard, avec l'aide des collections du Museum of Comparative Zoology à Harvard et celles de l'American Museum of Natural History à New York. J'ai pu déterminer 20 des 24 espèces observées dans des

bandes mixtes. Les 4 espèces restantes ne purent être déterminées que jusqu'au genre. L'incertitude régnant au sujet de l'identification spécifique de ces quatre espèces ne pose aucun obstacle sérieux pour une analyse de la structure sociale des bandes de Carpish.

LISTE DES ESPÈCES OBSERVÉES DANS LES BANDES MIXTES

La séquence des familles et la nomenclature utilisées dans la liste qui suit sont celles de DE SCHAUENSEE (1966), à une exception près (*Diglossa mystacalis*, traitée par cet auteur comme une sous-espèce de *D. lafresnayii*; le lecteur est renvoyé à ma révision de *Diglossa* pour plus de détails, voir VUILLEUMIER, 1969, p. 18-23).

FURNARIIDAE

Cranioleuca (? antisiensis (Sclater)*)*

Une espèce de taille moyenne avec le dessus de la tête et les joues grisâtres séparés l'un de l'autre par un sourcil blanc bien visible; dos et queue roux vif, dessous brunâtres avec quelques stries sur la poitrine. Il s'agit probablement de *Cranioleuca antisiensis* immature.

Cette espèce fut observée à deux reprises, chaque fois un sujet isolé, dans des troupes mixtes, jamais en dehors. Les oiseaux vus à Carpish ne fréquentaient que la couronne d'arbres élevés. Ils grimpent aux troncs avec aisance, même parfois la tête en bas, et rappellent par ce comportement les sittelles *Sitta* sp. Aucun cri ne fut entendu.

KOEPCKE (1961) a noté que sur le versant occidental des Andes péruviennes. *C. antisiensis* se joint souvent à d'autres espèces pour former des troupes mixtes, en particulier à un autre Furnariidae, *Leptasthenura pileata* Sclater. Il semblerait donc que l'espèce fut régulièrement attirée au sein de bandes mixtes, mais son comportement discret semble peu propice à en faire une espèce importante pour la cohésion des bandes.

Pseudocolaptes boissonneautii (Lafresnaye)

Cette espèce d'assez grande taille pour un Furnariidae est facilement reconnaissable sur le terrain à son « collier » blanc, qui paraît gonflé et contraste nettement avec le brun foncé de la tête, le brun tacheté de la poitrine et du cou et le roux foncé du croupion et de la queue. De près, on remarque de fines stries pâles sur le sommet de la tête et sur le dos.

P. boissonneautii fut noté à deux reprises dans des troupes mixtes (deux individus chaque fois) mais pas en dehors. LESTER SHORT (*in litt.*) a aussi observé

cette espèce à Carpish dans une bande mixte qui comprenait en outre *Buthraupis montana*, *Tangara* sp. et *Chlorornis riefferii*.

J'ai vu cette espèce rechercher sa nourriture aussi bien dans les buissons bas que dans la strate moyenne ou la couronne des arbres. Le plus souvent ces oiseaux avancent sur les branches par sauts, avec le corps maintenu horizontalement et perpendiculairement à l'axe de la branche. Une ou deux fois seulement j'ai vu *P. boissonneautii* grimper à un tronc d'arbre comme le ferait un Picidae ou un Dendrocolaptidae, mais ce comportement fut de courte durée. Les cris émis par cette espèce peuvent être transcrits par des *tick* secs et sonores, qui rappellent ceux du Thraupidae *Chlorornis riefferii*.

Le comportement de *P. boissonneautii* ne semble pas prédisposer cette espèce à jouer un rôle social important au sein des bandes mixtes.

COTINGIDAE

Pipreola arcuata (Lafresnaye)

Ce beau cotinga est vert dessus et barré de noir et blanc-jaunâtre dessous. La tête du mâle est noire avec des reflets violet foncé, celle de la femelle verte. Le bec est rose pâle, les pattes rose corail. Une seule paire de ces oiseaux fut observée au voisinage d'une bande mixte, à laquelle ils ne semblaient pas participer activement. Aucun cri ne fut entendu. Il semble douteux que cette espèce soit socialement importante dans les troupes mixtes. Il est plus probable que *P. arcuata* ne se joigne qu'occasionnellement à de telles bandes, car son régime frugivore rend cette espèce différente écologiquement des autres espèces de Carpish, qui se nourrissent surtout d'insectes (sauf *Diglossa mystacalis* qui suce le nectar des fleurs).

TYRANNIDAE

Pyrrhomias cinnamomea (Lafresnaye et d'Orbigny)

Ce petit tyran est roux ocré vif sur la gorge, les côtés du cou et de la poitrine, et brun olive sobre sur le reste du corps. Une barre alaire et la bordure des rémiges roux vif sont visibles sur le terrain, tandis que le croupion pâle et la tache occipitale jaune ne le sont pas.

L'espèce fut décelée quatre fois dans des bandes mixtes, jamais en dehors. Elle se tient en évidence sur un perchoir, aussi bien dans la végétation basse que dans la strate moyenne ou la cime des arbres, d'où elle effectue de rapides vols pour capturer un insecte avant de revenir à son point de départ. Ce comportement de chasse combiné aux cris sonores et fréquents (des trilles roulés: *tzirrr*) et aux contrastes de couleur dans un plumage sombre font de *P. cinnamomea* une espèce dont le rôle social dans les bandes mixtes doit être important. Il est probable que cette espèce attire d'autres espèces au sein des bandes par son comportement

voyant. Les individus de *P. cinnamomea* ne paraissent pas s'associer en groupes intraspécifiques au sein des bandes mixtes, mais restent relativement isolés les uns des autres.

Turdidae

Entomodestes leucotis (Tschudi)

De loin ce Turdidae d'assez grande taille parait bariolé de brun, blanc et noir; de près on remarque le dos marron, les joues blanc pur, une zone blanche aux flancs, les coins de la queue blancs, tandis que le reste du plumage est noir. La longue queue tachée de blanc et les ailes noires et blanches sont les caractères les plus saillants au vol.

J'ai observé *E. leucotis* à une reprise dans une bande vagabonde, jamais en dehors; les deux individus se tenaient dans la couronne de hauts arbres et émettaient régulièrement des *kunnngg* très sonores et prolongés, à résonance « métallique » particulière. Ces appels curieux révèlent la présence de l'espèce bien avant qu'on puisse la voir. Il est intéressant de noter en passant que l'espèce allopatrique voisine *E. coracinus* possède probablement une vocalisation semblable. Goodfellow (1901) remarque à propos de *E. coracinus*: « Our attention was attracted by their metallic sounding call-note, uttered at intervals » (p. 311-312).

Parulidae

Myioborus melanocephalus (Tschudi)

Aisément reconnaissable à ses dessous jaune vif, son cercle oculaire jaune, sa tête noire et sa queue étagée aux rectrices externes blanches, *M. melanocephalus* parait l'espèce la plus commune des bandes mixtes et peut-être l'une des plus communes de l'avifaune de Carpish. Le plus souvent des groupes de 3 à 4 sujets furent observés, une fois seulement un individu isolé. Les petits groupes de *M. melanocephalus* étaient toujours accompagnés par d'autres espèces. En fait, j'appris rapidement à détecter la présence d'une bande vagabonde mixte par les cris incessants de *M. melanocephalus*. Ces cris sont des *tsit* ou *tsisisit* de tonalité élevée, répétés sans cesse, qui attirent l'attention par le fait même de cette double qualité acoustique de ton et répétition. Les oiseaux eux-mêmes sont en perpétuelle agitation, se faufilent à travers le feuillage par petits sauts et courts vols, explorent la végétation en quête d'insectes, et attrapent souvent ces derniers au vol à la manière de gobe-mouches (Muscicapidae) ou de tyrans (Tyrannidae). On les voit à tous les niveaux de la forêt, depuis la couronne des arbres jusqu'aux buissons bas.

Cette extraordinaire « présence » visuelle et acoustique et la sociabilité intraspécifique marquée de *M. melanocephalus* en font évidemment une espèce d'importance considérable pour le maintien de la cohésion des bandes mixtes de Carpish.

Myioborus sp.

Je vis à une reprise un individu d'une espèce de *Myioborus* accompagnant *M. melanocephalus* et s'en distinguant par le cercle oculaire blanc interrompu. Il pourrait s'agir de *Myioborus brunniceps* (Lafresnaye et d'Orbigny) mais cette espèce n'a pas été signalée au Pérou, du moins à ma connaissance. Sa présence au Pérou ne serait guère surprenante en vue de sa distribution en Bolivie, mais ceci doit évidemment être confirmé par des spécimens.

Basileuterus luteoviridis (Bonaparte)

Cette fauvette américaine est de taille légèrement supérieure à celle des espèces du genre *Myioborus* et en diffère encore par son aspect plus lourd et lent et sa couleur vert olivâtre rehaussée d'un sourcil jaune vif. *B. luteoviridis* fut observé en petits groupes de 2 à 4 oiseaux en association proche avec *Myioborus melanocephalus*. Je vis toutefois un sujet de *B. luteoviridis* en dehors de troupes mixtes.

B. luteoviridis ressemble beaucoup à un Thraupidae lorsqu'il se déplace assez furtivement dans la végétation moyenne et basse, ses zones de chasse favorites. Les cris émis sont des *tèk* secs et « métalliques », quelquefois répétés en *tèlèk* ou *tèktèlèk*. Bien que plus discrète dans ses mouvements que *Myioborus melanocephalus* cette espèce semble jouer un rôle actif dans les bandes mixtes de Carpish. En effet, elle recherche la compagnie de *M. melanocephalus* et reste en proche contact avec cette dernière. Par contact j'entends ici simplement proximité physique d'individus des deux espèces, car je n'ai pas observé de comportement direct entre les deux, seulement ce qui m'a semblé être une tolérance relativement neutre, ni « amicale » ni « hostile ».

Coerebidae

Diglossa mystacalis Lafresnaye

Cette espèce d'assez petite taille, noire avec une moustache blanche s'élargissant en une bande pectorale brune, une touffe axillaire blanchâtre et les sous-caudales marron, fut notée à une reprise dans une bande mixte (un sujet isolé) et à deux reprises en dehors. *D. mystacalis* se déplace rapidement dans la végétation moyenne et basse où elle reste souvent à moitié cachée par le feuillage tandis qu'elle visite les fleurs à la recherche de nectar. D'après mes observations, je crois pouvoir conclure que *D. mystacalis* n'est pas un participant actif aux bandes mixtes de Carpish, car l'espèce semble ne joindre ces troupes que de façon temporaire et sans montrer d'intérêt envers les autres espèces de la bande.

THRAUPIDAE

Tangara nigroviridis (Lafresnaye)

Cette espèce de taille moyenne, de couleur vert pâle, avec un masque noir et de petites taches noirâtres sur le ventre et la poitrine fut observée à deux reprises dans des bandes mixtes, jamais en dehors. Les oiseaux se tenaient dans la couronne des arbres. *T. nigroviridis* m'a paru être un participant actif qui recherchait la compagnie d'autres espèces.

Tangara vassorii (Boissonneau)

Ce Thraupidae est de la même taille que le précédent et possède aussi un masque noir, mais s'en distingue par son plumage bleu intense. *T. vassorii* fut observé dans la couronne des arbres, et toujours dans des bandes mixtes. Cette expèce est un membre actif des troupes mixtes. Bien que mes observations soient trop peu détaillées pour conclure que *T. vassorii* est suivi par d'autres espèces il n'y a aucun doute que cette espèce recherche une association avec d'autres espèces.

Iridosornis reinhardtii Sclater

Cet oiseau est d'observation facile car il reste souvent relativement immobile et bien en vue, à l'encontre de beaucoup d'autres espèces de Thraupidae qui ont davantage tendance à se faufiler à moitié cachés dans le feuillage. *I. reinhardtii* a le corps bleu foncé avec des reflets veloutés et la tête noire avec une bande jaune-orangé vif sur la nuque. J'ai vu cette espèce trois fois dans des bandes mixtes et une fois en dehors. Les cris sont des *pitt* sonores qui permettent d'identifier l'espèce de loin. La zone médiane et basse des arbres semblent être fréquentées à l'exclusion de la couronne.

I. reinhardtii semble jouer un rôle plutôt effacé dans les bandes mixtes, en dépit de son plumage voyant et de ses cris sonores.

Anisognathus lacrymosus (Du Bus)

Ce Thraupidae de taille moyenne, bleu dessus et jaune vif dessous, se distingue d'autres espèces ayant le même type de coloration par une petite tache jaune post-oculaire. Je ne vis *A. lacrymosus* qu'une seule fois, dans une bande mixte. Les deux sujets se déplaçaient dans la partie moyenne des arbres. Il est probable que cette espèce ne joue qu'un rôle secondaire dans les bandes de Carpish.

Anisognathus flavinuchus (Lafresnaye et d'Orbigny)

Une autre espèce aux couleurs contrastées, *A. flavinuchus* se reconnait à son masque noir, ses dessus noirâtres avec un reflet bleuté, et le sommet de la tête et dessous du corps (du menton aux sous-caudales) jaune vif. Je ne vis *A. flavinuchus* qu'une fois (un individu) dans une bande mixte, fréquentant la partie élevée des arbres. Il est probable que cette espèce, comme *A. lacrymosus*, joue un rôle secondaire dans les bandes mixtes.

Buthraupis montana (Lafresnaye et d'Orbigny)

La détermination de cette espèce est rendue facile par sa grande taille (pour un Thraupidae), sa tête noire, ses dessus d'un bleu brillant, ses dessous d'un jaune vif et, de près, son œil rouge. J'ai observé deux groupes de *B. montana*, l'un de trois sujets et le second de six, chaque fois dans une bande mixte. Les trois oiseaux mangeaient des fruits (ou fleurs ?) de *Cecropia* sp. Je n'ai vu l'espèce que dans la partie la plus élevée des arbres.

B. montana parait une espèce sociable, dont les individus maintiennent le contact entre eux par des cris fréquents. Ces appels sont sonores et de tonalité élevée. Un individu s'éleva au-dessus de la cime des arbres, criant *sieh-sieh-sieh-sieh...* en vol avant de plonger vers la forêt. *B. montana* semblerait jouer un rôle important dans les bandes mixtes, d'une part à cause de sa « présence » acoustique et visuelle, et d'autre part à cause de son évidente tendance à former des groupes intraspécifiques. Il est très probable que *B. montana* attire ainsi d'autres espèces à sa suite, mais je ne suis pas certain que la réciproque soit vraie.

Dubusia (? taeniata (Boissonneau)*)*

Cette espèce ressemble quelque peu à *B. montana* par la répartition des plages de couleurs, mais s'en distingue par sa taille inférieure, le jaune moins vif des dessous et par un sourcil post-oculaire bleu pâle. Je ne vis cette espèce qu'une seule fois (un sujet) dans une bande mixte, suivant de près un groupe de six *B. montana*.

Thraupis cyanocephala (Lafresnaye et d'Orbigny)

Ce Thraupidae de taille intermédiaire entre *Tangara* et *Buthraupis montana*, vert olive dessus, gris dessous, avec la tête bleue, fut observé à trois reprises, toujours dans des bandes mixtes. Cette espèce, qui signale sa présence par des *sîht* forts et élevés, semble préférer la cime des arbres. *T. cyanocephala* parait jouer un rôle significatif pour le maintien de la cohésion des bandes mixtes de Carpish:

c'est une espèce bruyante, physiquement active et voyante, qui est particulièrement attrayante pour d'autres espèces.

Cnemoscopus rubrirostris (Lafresnaye)

Je ne vis cette espèce de taille moyenne, de couleur vert olive dessus et jaunâtre dessous, avec la tête grise, qu'une seule fois (deux sujets) dans une bande mixte. Les oiseaux se tenaient dans la partie moyenne et élevée des arbres. Le rôle de cette espèce dans cette bande m'a semblé secondaire.

Hemispingus atropileus (Lafresnaye)

Vert olive dessus, jaunâtre dessous avec le menton et la gorge teintées d'orangé, cette espèce possède une « pattern » faciale qui permet une déterminaison aisée: le dessus de la tête et les joues sont noirs, séparés par une ligne sourcilière blanche très nette. *H. atropileus* fut observé deux fois dans la partie moyenne et élevée des arbres, participant à des bandes mixtes, et semblant y jouer un rôle secondaire.

Hemispingus melanotis (Sclater)

Le masque noir séparant l'orangé de la poitrine du gris de l'occiput est un bon caractère de terrain. Cette espèce possède de plus un plumage gris-brunâtre dessus et jaunâtre dessous. Je ne vis *H. melanotis* qu'une fois: deux individus dans une bande mixte, dans la strate moyenne de la végétation. Comme pour les deux espèces précédentes le manque de données m'empêche de pouvoir définir avec précision le rôle social; tout ce que je puis dire est que *H. melanotis* ne semble pas être une espèce importante pour la cohésion sociale de bandes mixtes.

Chlorornis riefferii (Boissonneau)

J'ai vu ce Thraupidae de taille moyenne, de couleur vert intense avec un masque et des sous-caudales brun-roux, avec bec et pattes rouge vif, dans des bandes mixtes seulement: deux fois un sujet, et deux oiseaux la troisième reprise. C'est une espèce active, qui recherche sa nourriture dans la cime des arbres en voletant rapidement de branche en branche. Cependant j'ai aussi vu un individu très léthargique, posé immobile au même endroit pendant de longs moments, agissant ainsi davantage comme un Bucconidae qu'un Thraupidae. Les deux oiseaux vus ensemble dans une bande maintenaient le contact entre eux par des cris secs et « métalliques » *kèk* ou *kèq*. Par contre les sujets vus isolément suivaient les autres espèces de la bande en silence. *C. riefferii* semblerait donc être un suiveur actif plutôt qu'une espèce attirant d'autres espèces au sein des troupes mixtes.

Catamblyrhynchidae

Catamblyrhynchus diadema Lafresnaye

Cet oiseau de petite taille est aisément identifié sur le terrain par son aspect tricolore: jaune vif sur le front et le sommet de la tête, bleu ardoisé sur le dos, et roux cannelle sur la poitrine et le ventre. L'unique individu observé à Carpish faisait partie d'une bande mixte et se faufilait dans la végétation basse dans laquelle il restait à moitié caché. Le rôle de cette espèce dans cette bande m'a paru très effacé.

Griswold (*in* Peters et Griswold, 1943) a signalé avoir vu *C. diadema* « en petits groupes, en compagnie d'autres oiseaux tels que *Diglossa cyanea melanopsis* et *Atlapetes schistaceus taczanowskii* ».

Emberizinae

Haplospiza rustica (Tschudi)

Cette petite espèce est difficile à bien voir car elle se meut rapidement dans le feuillage des hauts arbres. L'un des deux oiseaux, de couleur bleu-ardoisé, était probablement le mâle, le second, brunâtre avec quelques stries sur la gorge, la femelle. Ces oiseaux nerveux suivaient d'autres espèces dans une bande mixte. Aucun cri ne fut entendu. Le rôle social dans la bande avait l'air d'être secondaire.

Arremon (?)

Je vis une fois un bruant perché très haut dans un arbre, criant *tzip* puis disparaissant dans la végétation basse. Bec et iris roses, face et menton noirs, tache blanche en forme de croissant sur la gorge, collier noir, dessous blancs, sommet de la tête et dessus gris, dessous de la queue marqué de bandes noires et blanches sembleraient indiquer qu'il s'agissait d'une espèce du genre *Arremon*. Cet oiseau m'a paru être en train de suivre une troupe vagabonde mixte, ou tout au moins d'être excité par la présence de la bande. Son rôle dans cette dernière n'a pu être que très effacé.

DISCUSSION

Rôle social

Moynihan (1962) a proposé une classification des divers rôles sociaux joués par les espèces prenant part à des bandes mixtes. Il fit une division principale entre espèces nucléaires (nuclear en anglais) et accompagnatrices (attendant). Les espèces nucléaires sont celles « dont le comportement contribue de manière appréciable à stimuler la formation ou à maintenir la cohésion de bandes mixtes.

Les individus de telles espèces s'approchent d'individus d'autres espèces relativement fréquemment et se comportent de façon particulièrement attrayante pour les individus d'autres espèces » (p. 68). De plus, MOYNIHAN subdivise les espèces nucléaires en deux catégories, active et passive: « Les individus d'espèces nucléaires actives joignent ou suivent d'habitude plus souvent les individus d'autres espèces qu'ils ne sont joints ou suivis par des individus d'autres espèces... Les individus d'espèces nucléaires passives sont en général joints ou suivis beaucoup plus souvent par des individus d'autres espèces qu'ils ne joignent ou suivent des individus d'autres espèces » (p. 68).

Les observations de MOYNIHAN qui servirent de base à sa classification furent effectuées dans les régions forestières de Panama, en plaine aussi bien qu'en montagne. Les bandes mixtes des plaines ont une composition taxonomique entièrement différente de celles étudiées à Carpish. Toutefois, les troupes décrites par MOYNIHAN (1962, p. 71 à 105) sous le nom de « montane bush flocks » correspondent dans une certaine mesure à celles de Carpish. En effet, bien qu'aucune des espèces ne soient représentées à Panama et à Carpish, plusieurs des genres se trouvent dans les deux localités, tels *Basileuterus*, *Myioborus*, *Tangara*, et *Cranioleuca*. Cette similarité taxonomique au niveau du genre, bien que faible, me parait suffisante pour tenter d'appliquer les critères de MOYNIHAN pour définir le rôle social des 24 espèces de Carpish. De cette façon il est possible de garder une certaine uniformité dans la nomenclature adoptée, ce qui devrait être utile par la suite à quiconque voudrait se lancer dans une étude comparative du phénomène bandes mixtes dans les régions de montagne du Nouveau Monde tropical.

Je dois avouer avoir éprouvé des difficultés dans la tâche de classification des rôles sociaux. D'une part bien sûr le petit nombre d'observations à ma disposition a été un handicap sérieux; d'autre part il est évident que les définitions de Moynihan reproduites ci-dessus sont ambiguës. Il parait souvent très arbitraire de décider si une espèce donnée s'approche d'une autre plus souvent qu'elle n'est suivie par cette dernière ou par d'autres espèces sur la base de seules observations de terrain. Il n'y a je crois aucun doute que certaines espèces « préfèrent » suivre certaines autres espèces tandis qu'elles-mêmes ne sont pas, ou très rarement suivies. Ces phénomènes d'attraction mutuelle sont extrêmement complexes, et ne peuvent être analysés sur le terrain seulement, ou tout au moins ne peuvent l'être de manière satisfaisante. En d'autres termes, je ne puis avoir complète confiance dans l'interprétation des rôles sociaux basée sur le travail de terrain, à moins peut-être que les bandes mixtes ne soient très petites, comme c'était le cas en Patagonie (VUILLEUMIER, 1967). A Carpish par contre, où les bandes sont respectables et contiennent en moyenne 6 espèces différentes au lieu de 2 ou 3, l'observateur devient rapidement subjectif. Il a probablement tendance à vouloir tirer des conclusions sur des données entièrement qualitatives, ou, si elles sont quantitatives,

en trop petit nombre pour avoir une valeur statistique. Les recherches futures sur les bandes mixtes devraient être conduites de manière entièrement quantitative, afin de pouvoir être soumises à des tests statistiques adéquats, et devraient être complémentées avec des expériences contrôlées sur sujets en volière.

En dépit de ces remarques, je présente dans le tableau 1 la classification des 24 espèces de Carpish. Je considère 4 espèces nucléaires actives, 3 nucléaires passives et les 17 autres accompagnatrices. Il est clair que cette classification est provisoire, et il est de plus probable que certaines des distributions sont sujettes au doute, en particulier parmi les nombreuses espèces accompagnatrices pour lesquelles je n'ai qu'une ou deux observations. C'est avec pleine conscience des risques d'erreur que je me lance dans une analyse des corrélations possibles entre le rôle social et certains attributs (écologie, morphologie) parmi les espèces des bandes mixtes de Carpish. Ces corrélations posent des problèmes d'intérêt général qui sont encore loin d'être résolus, mais qu'il me semble intéressant d'explorer, ne fut-ce que d'une façon préliminaire, et ne fut-ce que pour poser la question à nouveau.

TABLEAU 1.

Le rôle social probable des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish

Rôle social	Espèces
Nucléaire actif	*Basileuterus luteoviridis*
	Tangara nigroviridis
	Tangara vassorii
	Thraupis cyanocephala
Nucléaire passif	*Pyrrhomias cinnamomea*
	Myioborus melanocephalus
	Buthraupis montana
Accompagnatrice	*Cranioleuca (? antisiensis)*
	Pseudocolaptes boissonneautii
	Pipreola arcuata
	Entomodestes leucotis
	Myioborus sp.
	Diglossa mystacalis
	Iridosornis reinhardtii
	Anisognathus lacrymosus
	Anisognathus flavinuchus
	Dubusia (? taeniata)
	Cnemoscopus rubrirostris
	Hemispingus atropileus
	Hemispingus melanotis
	Chlorornis riefferii
	Catamblyrhynchus diadema
	Haplospiza rustica
	Arremon (?)

COMPOSITION NUMÉRIQUE DES BANDES ET RÔLE SOCIAL

En trois jours j'ai observé le passage en forêt de huit bandes vagabondes mixtes. Comme je n'ai parcouru qu'un secteur restreint de forêt, où la présence de huit bandes entièrement différentes (sans échanges d'individus entre elles) semble physiquement impossible, je pense que mes observations correspondent en fait à huit contacts différents avec peut-être une seule, ou plus probablement entre deux et quatre bandes. Mes observations se rapportent par conséquent à un type de bande homogène, ce qui élimine des confusions possibles avec d'autres bandes de composition différente.

Le tableau 2 résume les données concernant la composition spécifique, numérique et sociale de chaque bande. Les plus petites troupes (n°s 1 et 5, tableau 2) contenaient 4 à 5 individus de 2 ou 3 espèces, tandis que la bande la plus importante numériquement avait au moins 27 oiseaux appartenant à 13 espèces. D'une manière générale, les totaux du tableau 2 montrent que le nombre d'individus augmente en proportion directe du nombre d'espèces par bande. Cette relation linéaire ne parait pas évidente *a priori*: on pourrait en effet tout aussi bien s'attendre à trouver des bandes avec de nombreux individus n'appartenant qu'à une ou deux espèces, ou le contraire. Cette corrélation peut être expliquée par le modèle suivant. Le centre social d'une bande mixte serait constitué d'une ou plusieurs espèces nucléaires dont le comportement attire l'attention d'autres espèces (accompagnatrices), les incite à joindre le groupe dans sa quête de nourriture, et surtout maintient leur présence dans la troupe. Pour de petites bandes, un petit nombre d'individus et d'espèces nucléaires par troupe serait suffisant pour achever ce rôle. Plus la bande augmente en individus et en espèces accompagnatrices, cependant, plus le nombre d'individus et d'espèces nucléaires devraient augmenter aussi, sinon la bande court le risque de ne plus pouvoir être maintenue comme un ensemble cohérent. D'après cette hypothèse, deux prédictions devraient être vérifiables. La première est que chaque bande devrait contenir au moins une espèce nucléaire. La seconde est que le nombre d'individus et d'espèces nucléaires augmentent en proportion linéaire du nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande.

La première prédiction est vérifiée par l'examen du tableau 2. Chacune des huit bandes contenait en effet au moins une espèce nucléaire, le nombre maximum étant cinq. Le Parulidae *Myioborus melanocephalus* fut noté dans 7 bandes sur 8, et constitue donc l'espèce nucléaire la plus régulière dans ces bandes. En fait, cette supériorité numérique, combinée au comportement intraspécifique social, aux mouvements nerveux constants et aux vocalisations sonores et répétées font de cette espèce le pivot, en quelque sorte, des bandes mixtes de Carpish.

La seconde prédiction parait être confirmée par les données de la figure 3. Les deux nuages de points sont ceux représentant, d'une part le nombre d'individus

et d'espèces nucléaires par bande (cercles noirs), et d'autre part le nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande (étoiles). Chaque point représente une bande. Bien que le nombre total de bandes soit petit, la figure 3 montre une

TABLEAU 2.

La composition spécifique, numérique et sociale des bandes mixtes de Carpish

Espèces	Bandes mixtes (numérotées de 1 à 8)								Fréquence relative de chaque espèce	Abondance absolue de chaque espèce
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Cranioleuca (? antisiensis)	–	1	–	–	–	1	–	–	2	2
Pseudocolaptes boissonneautii	–	–	–	–	–	2	–	2	2	4
Pipreola arcuata	–	–	2	–	–	–	–	–	1	2
**Pyrrhomias cinnamomea*	–	3	–	1	–	3	–	2+	4	9+
Entomodestes leucotis	–	–	–	–	2	–	–	–	1	2
**Myioborus melanocephalus*	–	4	2+	1	2+	2–3	4–5	2+	7	17–19+
Myioborus sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	1	1
**Basileuterus luteoviridis*	–	–	–	–	–	2–3	2–3	2+	3	6–8+
Diglossa mystacalis	–	–	1	–	–	–	–	–	1	1
**Tangara nigroviridis*	–	2	–	–	–	–	2	–	2	4
**Tangara vassorii*	2+	2	–	1	–	1	–	–	4	6+
Iridosornis reinhardtii	–	–	1	1	–	–	–	2	3	4
Anisognathus lacrymosus	–	–	–	–	–	2	–	–	1	2
Anisognathus flavinuchus	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1
**Buthraupis montana*	–	–	3	–	–	6	–	–	2	9
Dubusia (? taeniata)	–	–	–	–	–	1	–	–	1	1
**Thraupis cyanocephala*	2+	3	3	–	–	–	–	–	3	8+
Cnemoscopus rubrirostris	–	–	–	–	–	2	–	–	1	2
Hemispingus atropileus	–	–	–	–	–	2	–	1	2	3
Hemispingus melanotis	–	–	–	–	–	–	–	2	1	2
Chlorornis riefferii	–	1	–	–	1	2	–	–	3	4
Catamblyrhynchus diadema	–	–	–	–	–	1	–	–	1	1
Haplospiza rustica	–	–	–	–	–	–	–	2	1	2
Arremon (?)	–	–	–	1	–	–	–	–	1	1
Nombre total d'espèces par bande	2	8	6	5	3	13	3	9	—	—
Nombre total d'individus par bande	4+	17	12+	5	5+	27–29	8–10	16+	—	—
Nombre d'espèces nucléaires par bande	2	5	3	3	1	5	3	3	—	—
Nombre d'individus d'espèces nucléaires par bande	4+	14	8+	3	2	14	8	6+	—	—

Explication des termes et symboles utilisés dans le TABLEAU 2.

Fréquence relative: nombre de bandes (maximum 8, minimum 1) dans lesquelles une espèce fut observée.

Abondance absolue: nombre total d'individus obtenu en additionnant le nombre d'individus pour chaque bande dans laquelle l'espèce fut observée.

Un + signifie au moins x oiseaux; 2+ par exemple signifie qu'au moins 2 individus, et peut-être davantage, furent observés.

Un * avant le nom d'une espèce indique que cette dernière est nucléaire.

nette tendance pour les espèces nucléaires à augmenter numériquement en proportion du nombre d'espèces accompagnatrices.

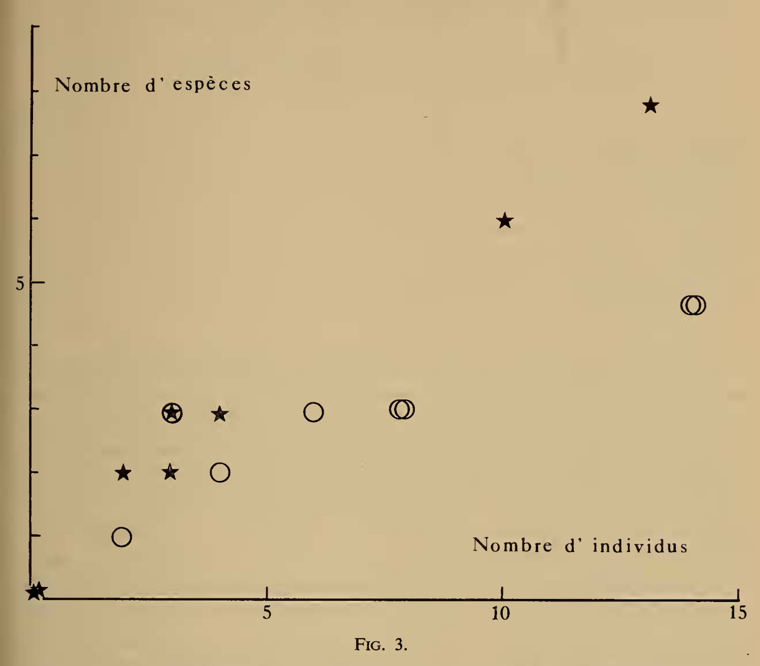


FIG. 3.

Corrélation entre l'augmentation du nombre d'individus et d'espèces nucléaires (cercles) par rapport au nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices (étoiles). En abscisse le nombre d'individus, en ordonnée le nombre d'espèces par bande. Le graphique est basé sur les données du tableau 2.

ECOLOGIE, MORPHOLOGIE ET RÔLE SOCIAL

Mes observations concernant la zonation écologique des espèces participant aux bandes à Carpish sont résumées dans le tableau 3. J'ai divisé la forêt en trois niveaux, buissons bas (strate basse à peu de distance au-dessus du sol), strate moyenne (branches, feuillage et petits arbres situés entre la zone buissonneuse et la cime des arbres), et couronne des arbres. Les strates basse et moyenne sont en général sombres, tandis que la strate supérieure (cime) est relativement ouverte et espacée et reçoit davantage de lumière.

TABLEAU 3.

La zonation écologique des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish

Catégories de zonation écologique	Nombre d'espèces observées dans les buissons bas	la strate moyenne	la couronne des arbres
Dans les trois niveaux	3	3	3
Dans les niveaux bas et moyen	3	3	–
Dans les niveaux moyen et élevé	–	2	2
Dans un seul niveau	1	3	12
Nombre total d'espèces observées dans chaque niveau	7	11	17
Nombre d'espèces dans un seul niveau exprimé en pourcent du total	14	27	70

Lorsqu'une espèce fait partie d'une bande mixte elle peut rechercher sa nourriture dans une seule de ces trois strates, dans une combinaison de deux d'entre elles, ou encore dans les trois à la fois. Le tableau 3 montre que la couronne des arbres est fréquentée par plus d'espèces que ne le sont les deux autres niveaux de végétation. Douze des 17 espèces observées dans la couronne des arbres (70%) ne furent notées que dans cette zone, tandis que cette proportion est bien moindre pour les deux autres strates: 3 espèces sur 11 dans la strate moyenne (27%) et 1 sur 7 dans la strate basse (14%).

Comme la plupart des espèces participant aux bandes mixtes ont un régime insectivore et se déplacent en groupe car la recherche de leur nourriture est plus efficace en bande que solitairement, on peut se demander si la prédilection montrée pour la couronne des arbres est due à des facteurs strictement écologiques. Si la biomasse d'insectes est plus grande dans la couronne des arbres que dans les deux niveaux inférieurs il est facile de comprendre la plus grande densité d'espèces aviennes dans la zone élevée. Je ne possède malheureusement aucune donnée quantitative sur le régime alimentaire des espèces prenant part aux bandes ou sur la répartition verticale des insectes dans les forêts de montagne. Il est cependant probable que la biomasse d'insectes soit considérable dans de telles forêts, tout au moins à certaines époques de l'année. En effet GEORGE (1964) décrit les hordes de moustiques s'élevant dans la forêt à Maraynioc (non loin de Carpish) à fin mai, et mentionne le grand nombre d'oiseaux de plusieurs familles s'en nourrissant avidement. Il est connu que certains insectes, en particulier de l'ordre des Diptères, effectuent des mouvements verticaux dans la végétation et forment ainsi de grandes troupes, dont les individus sont rassemblés soit dans un but alimentaire soit sexuel (voir EVANS, 1968, ch. 8). Je pose donc la question ici: est-il possible que la préférence écologique des espèces dans les bandes mixtes soit due à l'abon-

dance, peut-être temporaire, de certains insectes qui se rassembleraient dans la couronne des arbres? Je ne crois pas qu'on puisse donner une réponse négative à cette question pour le moment, et espère attirer l'attention des écologistes sur ce problème.

Une deuxième hypothèse semble susceptible de fournir une explication de la distribution écologique des espèces dans les troupes mixtes. Cette possibilité fait appel aux attributs éthologiques et morphologiques des oiseaux, au sujet desquels je possède quelques données; nous sommes donc en mesure de tester sa validité.

La cohésion sociale des bandes mixtes est effectuée grâce aux interactions constantes entre individus d'espèces diverses, autrement dit au moyen de signaux que les oiseaux se communiquent entre eux. Ces signaux peuvent être visuels (mouvements ou postures révélant certaines couleurs du plumage, en particulier si elles sont vives ou voyantes), acoustiques (vocalisations), ou les deux à la fois (cris émis au moment du déploiement d'une plage de couleur vive par un mouvement de l'aile par exemple). Il est évident que le maintien des bandes mixtes dépend étroitement des conditions physiques du milieu dans lequel ces signaux sont émis et reçus. Or, comme la couronne des arbres est plus aérée que les strates inférieures de la forêt, le déplacement d'oiseaux en groupe dans la première strate pourrait être interprété comme une réaction écologique à un phénomène éthologique. Les oiseaux pourraient accomplir deux activités plus ou moins simultanément dans la couronne des arbres sans perte de temps ou d'énergie, car la lumière pénétrant dans cette zone permet aux oiseaux de maintenir les contacts sociaux entre eux rapidement et efficacement ce qui leur laisse le temps de rechercher leur nourriture. Dans les zones moyenne et basse par contre, le peu de lumière rend les contacts (visuels en particulier) plus difficiles, aussi les oiseaux passent-ils davantage de temps à émettre et recevoir des signaux qu'à rechercher leur nourriture et leur efficacité diminue considérablement.

Pour tester la validité de cette hypothèse éthologique il faut démontrer une corrélation entre le niveau de végétation choisi, le rôle social d'une espèce et certains attributs de cette espèce qui pourraient avoir une valeur comme signaux. La majorité des espèces nucléaires, qui jouent en principe le rôle social le plus important pour le maintien de la cohésion des bandes, devraient donc fréquenter la couronne des arbres et posséder soit des couleurs vives ou voyantes, soit des vocalisations fortes, soit encore des couleurs neutres mais des vocalisations fortes.

Le tableau 4 indique la répartition écologique, la couleur et les vocalisations pour chaque espèce nucléaire. Dans le tableau 5 ces données sont groupées pour pouvoir être analysées statistiquement. D'après l'hypothèse les espèces émettant des « signaux marqués » devraient être réparties plus souvent dans la couronne des arbres que les espèces n'émettant que de faibles signaux. Le tableau 5 montre que le contraire semble vrai, mais en réalité la différence entre espèces ayant de forts signaux et celles ayant de faibles signaux n'est pas significative.

TABLEAU 4.

Zonation écologique, couleur et vocalisations des espèces nucléaires participant aux bandes mixtes de Carpish

Espèces	Couronne des arbres seulement	Couleur		Vocalisation	
		vive	neutre	bruyante	discrète
Pyrrhomias cinnamomea	—	—	×	×	—
Myioborus melanocephalus	—	×	—	×	—
Basileuterus luteoviridis	—	—	×	×	—
Tangara nigroviridis	×	—	×	—	× (?)
Tangara vassorii	×	×	—	—	× (?)
Buthraupis montana	×	×	—	×	—
Thraupis cyanocephala	×	—	×	×	—

Notes: Les données sur la répartition verticale dans la forêt sont basées sur mes propres observations des bandes de Carpish, et ne peuvent par conséquent pas être extrapolées à d'autres circonstances ou d'autres localités, où les conditions du milieu pourraient être différentes.

Les espèces de « couleur vive » sont celles possédant un plumage avec des plages de couleurs vives en contraste voyant, comme *Myioborus melanocephalus*, ou possédant un plumage de couleur vive uniforme, comme *Tangara vassorii*.

Les deux espèces ayant une vocalisation « discrète » sont marquées avec un « ? » car je n'entendis pas leur voix à Carpish. Des observations faites en Bolivie tendraient à confirmer que les appels de *Tangara vassorii* sont « discrets », tandis que le chant territorial ne l'est pas.

TABLEAU 5.

Corrélation entre l'écologie, la couleur et les vocalisations des espèces nucléaires participant aux bandes mixtes de Carpish

	Espèces émettant des signaux	
	marqués (couleur vive ou neutre et vocalisation bruyante)	peu marqués (couleur neutre et vocalisation discrète)
Espèces observées seulement dans la couronne des arbres	3	1
Espèces observées seulement en dessous de la couronne des arbres	3	0

Analyse statistique des résultats:
$X^2 = 0{,}024$ (calculé avec le facteur correctif de Yates pour petits échantillons)
$p \approx 0{,}9$ les différences observées entre espèces fréquentant la couronne et celles fréquentant les autres zones ne sont pas du tout significatives.

Afin de vérifier si, peut-être, l'association prédite serait possible pour les espèces accompagnatrices, deux tableaux supplémentaires sont présentés. Dans le tableau 6 la couleur et la répartition écologique verticale de chaque espèce sont données; les vocalisations ont été omises à cause du manque d'observations pour plusieurs espèces. L'analyse statistique donne exactement les mêmes résultats qu'avec les espèces nucléaires (tableau 7).

TABLEAU 6.

Zonation écologique et couleur des espèces accompagnatrices participant aux bandes mixtes de Carpish

Espèces	Couronne des arbres seulement	Couleur	
		vive	neutre
Cranioleuca (? antisiensis)	×	—	×
Pseudocolaptes boissonneautii	—	—	×
Pipreola arcuata	×	×	—
Entomodestes leucotis	×	×	—
Myioborus sp.	—	×	—
Diglossa mystacalis	—	×	—
Iridosornis reinhardtii	—	×	—
Anisognathus lacrymosus	—	×	—
Anisognathus flavinuchus	×	×	—
Dubusia (? taeniata)	×	×	—
Cnemoscopus rubrirostris	—	—	×
Hemispingus atropileus	—	×	—
Hemispingus melanotis	—	×	—
Chlorornis riefferii	×	×	—
Catamblyrhynchus diadema	—	×	—
Haplospiza rustica	×	—	×
Arremon (?)	×	×	—

Notes: Les données sur la répartition verticale dans la forêt sont basées sur mes propres observations des bandes de Carpish, et ne peuvent par conséquent pas être extrapolées à d'autres circonstances ou d'autres localités, où les conditions du milieu pourraient être différentes.

Les espèces de « couleur vive » sont soit entièrement de couleur vive, comme *Chlorornis riefferii*, soit de coloration plus sombre avec des plages vivement colorées ou contrastées comme *Entomodestes leucotis*.

Il semble donc douteux que l'hypothèse émise plus haut soit valable. Il n'en reste pas moins que 16 des 24 espèces participant aux bandes mixtes à Carpish (66,6 %) sont de couleurs vives ou voyantes, et par conséquent émettent des signaux plus voyants que les autres. La corrélation entre le niveau de végétation choisi et cette importante proportion d'espèces de couleurs vives réflète peut-être une simple tendance plutôt qu'une étroite association due à l'influence des espèces nucléaires. Si cette tendance permet une plus grande efficacité pour la recherche de nourriture tout en facilitant la transmission de signaux sociaux dans la couronne des arbres que dans les zones plus basses, nous avons une explication possible. Je crois cependant qu'une combinaison de facteurs éthologiques tels que nous

TABLEAU 7.

Corrélation entre l'écologie et la couleur des espèces accompagnatrices participant aux bandes mixtes de Carpish

	Espèces émettant des signaux	
	marqués (couleur vive)	peu marqués (couleur neutre)
Espèces observées seulement dans la couronne des arbres	6	2
Espèces observées seulement en dessous de la couronne des arbres	7	2

Analyse statistique des résultats:
$X^2 = 0{,}221$ (calculé avec le facteur correctif de Yates pour petits échantillons)
$p \geqq 0{,}6$ les différences observées entre espèces fréquentant la couronne et celles fréquentant les autres zones ne sont pas du tout significatives

venons de voir et de facteurs écologiques tels que la distribution des insectes dans la forêt est probablement responsable de la préférence pour la couronne des arbres. Puisque nous sommes en train de spéculer, je vais aller un peu plus loin et suggérer une possibilité, qui pourrait peut-être servir comme hypothèse de travail pour des recherches futures.

Les bandes mixtes paraissent être avant tout liées, dans le sens évolutif du terme, par les avantages conférés aux oiseaux par la recherche de nourriture en groupe. Il est donc concevable que le choix de la zone écologique dans la forêt soit dicté par le comportement de divers insectes, qui forment des groupes dans la couronne. Ces groupes à leur tour pourraient être localisés dans cette zone à cause de la plus grande facilité que les individus auraient, soit à se nourrir, soit à se rencontrer à des fins sexuelles, une fois de plus car la zone est plus ouverte que les autres. Dans ce cas, les bandes d'oiseaux, étant des assemblages à but alimentaire, auraient une évidente raison d'être localisées dans la couronne. Les particularités morphologiques des espèces participant aux troupes mixtes (tout spécialement leurs couleurs vives) seraient alors une adaptation ayant résulté de l'importance, du point de vue évolutif, de pouvoir communiquer des signaux sociaux, le plus rapidement possible tout en recherchant activement sa nourriture.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES BANDES MIXTES

Bien que mes observations soient restreintes à des troupes étudiées dans un secteur étroit des cordillères andines du Pérou, il est fort probable que de tels assemblages sont largement distribués le long des forêts de montagne des Andes

tropicales. En effet, les bandes mentionnées par MOYNIHAN (1968) des Andes de Colombie et d'Ecuador contenaient plusieurs espèces observées à Carpish, comme *Tangara vassorii*, *Compsocoma flavinucha*, *Thraupis cyanocephala*, *Buthraupis montana* et *Dubusia taeniata*. GEORGE (1964) a vu *Chlorornis riefferii*, *Iridosornis reinhardtii* et *Buthraupis montana* en bandes vagabondes à Maraynioc, Département de Junín, Pérou. GRISWOLD (*in* PETERS et GRISWOLD, 1943) fit une collection d'oiseaux à Maraynioc et nota la tendance de *Buthraupis montana* et *Catamblyrhynchus diadema* de s'associer en groupes. Plus au sud, dans les Andes de La Paz en Bolivie, MOYNIHAN (1968) a observé *Hemispingus melanotis* et *Catamblyrhynchus diadema* comme participants à des bandes mixtes.

Il est donc probable que l'on retrouve plus ou moins les mêmes espèces associées en bandes mixtes ressemblant à celles de Carpish tout au long des cordillères andines tropicales entre le Vénézuéla ou la Colombie et la Bolivie, dans une mince zone de forêt située entre 2300 et 2800 mètres d'altitude, ruban serpentant de plus de 4000 kilomètres de long. La liste des espèces de ces bandes ne se limite évidemment pas à la liste obtenue personnellement à Carpish. SHORT (*in litt.*) a vu à Carpish *Thlypopsis ornata*, *Tangara xanthocephala* et *Tangara parduzakii*, trois espèces qui m'ont échappé. MOYNIHAN (1968) a aussi observé *Diglossa cyanea*, *Buthraupis eximia*, *Tephrophilus wetmorei*, *Conirostrum ferrugineiventre*, *Conirostrum sitticolor*, *Delothraupis castaneoventris* et *Iridosornis jelskii*.

Toutes ces espèces font partie d'un ensemble faunistique homogène réparti le long de la zone de végétation montagnarde des Andes tropicales, entre le Vénézuéla au nord et la Bolivie au sud. Des 30 espèces observées dans les bandes mixtes (20 déterminées avec certitude à Carpish, plus 10 vues par SHORT et MOYNIHAN) 21, soit 70%, ont une répartition géographique variant entre 3000 et 4000 kilomètres le long des Andes (les données sur la distribution sont empruntées à DE SCHAUENSEE, 1966). Sept autres espèces (23%) ont une distribution variant entre 1200 et 2500 kilomètres; enfin 2 espèces (7%) ont une aire de distribution d'environ 500 kilomètres ou moins le long des Andes. L'une de ces deux espèces, *Tephrophilus wetmorei*, est taxonomiquement isolée. La seconde par contre (*Iridosornis reinhardtii*) fait partie d'une super-espèce comprenant aussi *Iridosornis jelskii* et *Iridosornis rufivertex* (VUILLEUMIER, inédit). Du point de vue zoogéographique, les super-espèces doivent être considérées comme une espèce polytypique puisque toutes leurs populations sont allopatriques. Il n'y a donc qu'une seule espèce (*Tephrophilus wetmorei*) parmi les 30 analysées (environ 3%) qui possède une distribution vraiment restreinte géographiquement.

Si nous examinons seulement les espèces de Carpish, pour lesquelles le rôle social dans les bandes est connu, au moins approximativement, nous trouvons que chacune des 7 espèces nucléaires possède une distribution géographique de 3000 à 4000 kilomètres le long des Andes.

Je conclus que les bandes mixtes « du type Carpish » sont en fait probablement très largement répandues le long des Andes car la grande majorité des espèces participantes, et toutes les espèces nucléaires, sont distribuées tout au long des forêts montagnardes des Andes tropicales entre le Vénézuéla et la Bolivie. Les bandes mixtes observées au delà des Andes tropicales ont une composition spécifique différente de celle des assemblages andins. A Panama par exemple les bandes des forêts de montagne comprennent deux espèces de *Chlorospingus* (*ophthalmicus* et *pileatus*), deux espèces de *Basileuterus* (*melanogenys* et *culicivorus*) plusieurs espèces locales du genre *Tangara*, *Myioborus miniatus* et *Myioborus torquatus*, des embérizidés des genres *Atlapetes* et *Pselliophorus*, etc. (voir Moynihan, 1962). En Argentine, dans les forêts de montagne de Tucumán j'ai observé des bandes mixtes composées de *Phylloscartes ventralis* (Tyrannidae), *Troglodytes aedon* et *Troglodytes solstitialis* (Troglodytidae), *Basileuterus brunniceps* (Parulidae), *Chlorospingus ophthalmicus* (Thraupidae) et *Atlapetes citrinellus* (Emberizinae). Ces différences entre Andes tropicales et ailleurs ne sont à la vérité guère surprenantes si l'on considère qu'aucune des 30 espèces des bandes tropicales andines n'est distribuée en Amérique centrale et que 2 seulement (*Pyrrhomias cinnamomea* et *Catamblyrhynchus diadema*) sont répandues jusqu'en Argentine.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

La composition spécifique et l'organisation sociale de troupes vagabondes de plusieurs espèces aviennes en quête d'insectes (bandes mixtes) furent étudiées lors d'un séjour à Carpish, altitude 2300-2400 mètres, dans les forêts andines du Pérou central. Vingt-quatre espèces de Passereaux furent notées dans ces bandes: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae et 2 Emberizinae. Sept des 24 espèces sont considérées comme nucléaires (essentielles au maintien de la cohésion sociale des bandes) tandis que les 17 autres ne sont qu'accompagnatrices.

Chacune des huit bandes observées contenait au moins 1 et au maximum 5 des 7 espèces nucléaires. Sept des huit bandes avaient le Parulidae *Myioborus melanocephalus*, qui parait être l'espèce nucléaire la plus importante des bandes de Carpish. Son comportement voyant et ses vocalisations bruyantes mettent en évidence les couleurs vives et contrastées de l'espèce et la rendent probablement attrayante à d'autres espèces.

Le nombre d'individus et d'espèces nucléaires par bande semblent augmenter en fonction du nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande. La cohésion d'une bande ne peut donc être maintenue que si cette dernière contient un nombre d'individus et d'espèces nucléaires directement proportionnel au nombre total d'oiseaux (individus et espèces) dans la bande, quel que soit ce total.

Les oiseaux se déplaçant en bandes mixtes ont tendance à fréquenter la couronne des arbres plutôt que les strates moyenne et basse de la forêt dans leur recherche d'insectes. De plus, la majorité de ces espèces sont de couleurs vives ou voyantes. Il est probable que ces attributs sont une adaptation permettant une exploitation efficace de leur nourriture tout en facilitant la transmission des signaux grâce auxquels les oiseaux peuvent rester en contact social dans les troupes. Cette activité double est effectuée dans la couronne plutôt qu'ailleurs, soit parce que la biomasse d'insectes y est supérieure, soit parce que cette zone est plus ouverte et les signaux (relayés au moyen des couleurs vives du plumage) y sont transmis de façon optimale, soit encore à cause d'une combinaison de ces facteurs.

Plusieurs des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish ont été aussi observées dans des troupes en Colombie, au Pérou et en Bolivie. Les bandes mixtes « du type Carpish » sont probablement largement répandues le long des Andes tropicales dans les forêts de montagne, car 70 % du total d'espèces analysées, et 100 % des espèces nucléaires, ont une distribution de 3000 à 4000 kilomètres de long dans cette zone écologique.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The species composition and social organization of wandering flocks containing several avian species foraging together for their insect food (mixed flocks) were studied at Carpish, altitude 2300-2400 meters, in the cloud forests of the central Peruvian Andes. Twenty-four species were seen in such flocks: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae and 2 Emberizinae. Seven of the total 24 species are nuclear (foremost in the maintenance of the flocks) while 17 are attendant.

Each one of the eight observed flocks had at least 1 and a maximum of 5 nuclear species. The Parulidae *Myioborus melanocephalus*, present in 7 out of the 8 flocks, seems to be the most conspicuous, and perhaps socially the most important, nuclear species of the Carpish flocks. Its movements and vocalizations emphasize its flashy color pattern and probably make the species attractive to other species.

The number of nuclear individuals and species per flock increased proportionately to the number of attendant individuals and species per flock. The maintenance of social cohesion in a flock appears to depend on the relatively high proportion of nuclear individuals and species among the total number of individuals and species per band, regardless of whether this total is low or high.

Birds in mixed flocks tend to forage for food in the forest canopy and tree tops rather than in the middle and lower forest strata. Furthermore the majority

of flocking species are brightly colored or conspicuously patterned. These attributes are probably an adaptation permitting an efficient exploitation of food and a facilitation of social communication through displays, maintaining thereby the cohesion of flocks. These two activities are carried out in the canopy and tree tops either because the insect biomass is greater there than elsewhere, or because the openness of this zone maximizes the transmission of social signals essential for flock integration, or because these two factors operate together.

Several species from the Carpish flocks have also been observed in similar feeding assemblages in the Andes of Colombia, Peru and Bolivia. Mixed flocks of the " Carpish kind " are probably widespread along the tropical Andes in the belt of montane forests (cloud forests) extending from Venezuela to Bolivia. Seventy percent of the total species studied and 100% of the nuclear species in the Carpish flocks have a geographical range of 3000 to 4000 kilometers in this vegetation formation.

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Die artliche Zusammensetzung und soziale Organisation von, auf der Suche nach ihrer Insektennahrung, umherziehenden Vogeltrupps (gemischte Schwärme) wurde anlässlich eines Aufenthaltes in Carpish, auf 2300-2400 Meter Meereshöhe in den Andenwäldern Zentralperus gelegen, studiert. Vierundzwanzig Arten von Sperlingsvögeln wurden in diesen Schwärmen festgestellt: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae und 2 Emberizinae. Sieben der 24 Arten werden als Kernarten (entscheidend für den sozialen Zusammenhalt der Schwärme), die 17 anderen lediglich als Begleitarten betrachtet.

Jeder der acht beobachteten Schwärme enthält mindestens 1 und höchstens 5 der 7 Kernarten. Sieben der acht Schwärme enthielten den Paruliden *Myioborus melanocephalus*, der die wichtigste Kernart der Schwärme von Carpish zu sein scheint. Sein auffälliges Verhalten und seine geräuschvollen Lautäusserungen bringen seine lebhaften und kontrastreichen Farben voll zur Geltung und machen diese Art vermutlich gegenüber anderen Arten anziehend.

Die Zahl der Individuen und Arten der Kernarten pro Schwarm scheint sich in Abhängigkeit der Zahl der Individuen und Arten der Begleitarten zu vermehren. Der soziale Zusammenhalt eines Schwarmes kann nur unter der Bedingung aufrecht erhalten werden, dass dieser eine, in direkter Proportion zur Gesamtzahl der Vögel (Individuen und Arten) stehende, Zahl von Individuen und Kernarten enthält, ohne Rücksicht auf die Gesamtgrösse des Schwarmes.

Die Vögel gemischter Schwärme haben die Tendenz, mehr die Kronenschichte der Bäume als mittlere und tiefere Strata des Waldes auf der Insektensuceh aufzusuchen. Darüber hinaus besitzt die Mehrheit der Arten lebhafte und auf-

fällige Farben. Man vermutet, dass diese Eigenschaften eine Anpassung darstellen, die eine wirksame Ausbeutung ihrer Nahrungsquelle gestattet, da die Vögel dabei in sozialem Kontakt bleiben können. Diese doppelte Tätigkeit wird in erster Linie in der Kronenschichte ausgeführt, sei es, weil die Biomasse der Insekten dort grösser ist, sei es, weil diese Zone viel offener ist und die Signale (die durch die lebhaften Gefiederfarben ausgelöst werden) hier auf optimale Weise übermittelt werden können, sei es, weil diese beiden Faktoren zusammenwirken. Mehrere Arten dieser gemischten Schwärme von Carpish wurden auch in ähnlichen Schwärmen in Kolumbien, Peru und Bolivien beobachtet. Die Mischschwärme vom „ Typ Carpish" sind vermutlich entlang den tropischen Anden in den Bergwäldern weit verbreitet, da 70% der Gesamtzahl der untersuchten Arten und 100% der Kernarten ein Verbreitungsgebiet von 3000-4000 Kilometer Länge in dieser ökologischen Zone besitzen.

BIBLIOGRAPHIE

EVANS, H. E. 1968. *Life on a little-known planet.* E. P. Dutton & Co., Inc., New York, 318 pp.

GEORGE, W. G. 1964. *Rarely seen songbirds of Peru's high Andes.* Nat. Hist. 78 (8): 26-29.

GOODFELLOW, W. 1901. *Results of an ornithological journey through Colombia and Ecuador.* Ibis 1901: 300-319.

GOODSPEED, T. H. & H. E. STORK. 1955. *The University of California Botanical Garden expedition to the Andes.* Univ. Calif. Publ. Botany 28 (3): 79-142.

KOEPCKE, M. 1961. *Las razas geográficas de Cranioleuca antisiensis (Furnariidae, Aves), con la descripción de una nueva subespecie.* Publ. Mus. Hist. Nat. « Javier Prado » (serie A, Zoología) no. 20: 1-17.

MOYNIHAN, M. 1960. *Some adaptations which help to promote gregariousness.* Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki: 523-541.

— 1962. *The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds.* Smithson. Misc. Coll. 143 (7): 1-140.

— 1968. *Social mimicry; character convergence versus character displacement.* Evolution 22: 315-331.

PETERS, J. L. & J. A. GRISWOLD, JR. 1943. *Birds of the Harvard Peruvian expedition.* Bull. Mus. Compar. Zool. 92 (4): 281-327.

RAND, A. L. 1954. *Social feeding behavior of birds.* Fieldiana: Zool. (Chicago Nat. Hist. Mus.) 36 (1): 1-71.

SCHAUENSEE, R. M. DE. 1966. *The species of birds of South America and their distribution.* Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania, 577 pp.

SHORT, L. L., JR. 1961. *Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico.* Wilson Bull. 73: 341-347.

STRESEMANN, E. 1917. *Über gemischte Vogelschwärme.* Verhandl. Ornithol. Ges. Bayern 13: 127-151.

VUILLEUMIER, F. 1967. *Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation.* Condor 69: 400-404.

— 1969. *Systematics and evolution in Diglossa (Aves, Coerebidae).* Amer. Mus. Novitates no. 2381: 1-44.